# Ueber den Bau des Ovariums bei Cephalopoden und einige Nachträge zur Eibildung derselben.

Von

Dr. **W. Bergmann,**

Kgl. Museum für Naturkunde zu Berlin.

Hierzu Tafel XI und 1 Textfigur.

Die Untersuchungen über die Geschlechtsorgane sowie die Eibildung bei den Cephalopoden begann ich im zoologischen Institut zu Marburg und bin ich Herrn Prof. Korschelt für die mir gütigst gewährte Hülfe zu bestem Dank verpflichtet. Ebenso spreche ich meinem Freunde, Herrn Cand. O. Pötzsch, für die freundliche Ausführung einiger Abbildungen meinen Dank aus. Einen Teil der erzielten Resultate habe ich bereits, zusammen mit einigen Beobachtungen über die Eibildung bei einigen Anneliden, veröffentlicht (1) und möchte ich hier nur noch einige Einzelheiten besprechen, welche mir noch nicht mit genügender Genauigkeit bekannt zu sein scheinen, nämlich das Verhalten des Epithels der Leibeshöhle zum Ovarium und das Verhalten von Follikelepithel und Ei zu einander.

Das Ovarium der Cephalopoden liegt im hintersten Teile des Eingeweidesackes an der dorsalen Seite. Form und Bau des Ovariums sind jedoch bei *Decapoden* und *Octopoden* recht verschieden, was mit dem Verhalten der sekundären Leibeshöhle zusammenhängt.

Um zu erfahren, wie früh die Differenzierung der Eier in den Ovarien erfolgt, untersuchte ich *Sepia*-Embryonen verschiedener Altersstadien, fand aber in der Anlage der Keimdrüsen weder eine Differenzierung der Eier, noch überhaupt eine solche des Geschlechts, weshalb ich auf meine diesbezüglichen Untersuchungen hier nicht

weiter eingehe, zumal sie mit den neueren Angaben von Faussek (7) über die Cephalopoden-Entwicklung übereinstimmen.

## Die Ovarien der Decapoden.

### *Sepia* und *Sepiola*.

Das junge Ovarium erscheint äusserlich als ein unregelmässiger Zellhaufen an der Wand der sekundären Leibeshöhle. Zerlegt man diesen Wulst in Schnitte, so findet man als Hauptbestandteil im Inneren eine Masse von kompaktem Bindegewebe, in dem Eier der verschiedensten Entwickelungsstadien liegen. Aussen wird das ganze Gebilde von einem flimmernden Cylinderepithel, dem Peritonealepithel, das die sekundäre Leibeshöhle auskleidet und sich auf das Ovarium fortsetzt, überzogen. Die jungen Eier im Ovarium buchten die Oberfläche desselben nur leicht vor. Das Stroma wird infolge ihres Bestrebens, nach der Peripherie zu gelangen, in verschiedenen Richtungen ausgezogen, so dass es ein baumförmiges Aussehen erlangt.

Wächst das Ovarium, so kann sich das Stroma in zwei oder drei Aeste gabeln. Die heranreifenden Eier buchten die Oberfläche der Aeste immer weiter aus, so dass sie schliesslich nur noch durch einen zarten Stiel mit diesen zusammenhängen. Niemals verästeln sich die Hauptstämme weiter und es bilden sich keine neuen Eier an den Stielen der alten.

Das Ueberzugsepithel, welches infolge der starken Wucherung des Organs stark abgeplattet worden ist, und keine Wimperung mehr zeigt, setzt sich auch auf die Stiele der Eier fort, umgiebt auch diese selbst, ist aber an diesen Stellen so dünn geworden, dass es von den langen und spindelförmigen Bindegewebszellen, die das Ei umgeben, kaum noch zu unterscheiden ist.

Die Genitalarterie tritt an der Basis des Ovariums ein, teilt sich alsdann in mehrere Aeste, welche wiederum Zweige durch die Stiele der Eier in die Follikel senden, wo sie sich noch einmal in ganz feine Ausläufer verzweigen.

Die Ovarien von *Sepia officinalis*, *Sepia orbignyana* und *Sepiola rondelettii* weisen den gleichen Bau auf. Die Eier von *Sepiola* sind jedoch im Verhältniss zur Grösse des ganzen Tieres bei weitem grösser als die der beiden anderen Species und hieraus erklärt sich auch die geringere Anzahl von Eiern im Ovarium dieser Art.

Ussow (14) vergleicht den Cephalopodeneierstock mit dem der Wirbeltiere, meint jedoch, dass zum Unterschied von diesem die Eier nicht in das Stroma hinein, sondern heraus wachsen, was jedoch, wie ich gezeigt zu haben glaube, (1, p. 293) nicht zutrifft, indem die Eier von ihrer Bildungsstätte ins Stroma hineinwachsen,

sich dort mit einem Follikel und auf mechanischem Wege mit einer bindegewebigen Schicht umgeben und dann erst nach aussen wachsen, indem sie das Ueberzugsepithel vor sich ausbuchten.

Also das Ovarium ist nicht, wie schon Cuvier (5 und 6) Kölliker (8) und Lankester (9) meinen, ein baumförmiges Organ, auch nicht traubig, wie Ussow (13) angiebt, sondern es lassen sich einige Hauptaxen unterscheiden, an denen die gestielten Eier einzeln ansitzen. Bei jenen Darstellungen konnte es sich nur um die jungen Ovarien handeln, deren Ueberzugsepithel gerade von den Eiern ausgebuchtet wird, und die dann Trauben mit eng an einander liegenden Beeren gleichen können und auch Brock's, (2 und 3) Darstellung scheint mir nicht ganz zutreffend zu sein, denn die „Asse fibroso" delle Chiaje's (4), die Brock für seinen „Keimwulst" hält, erhebt sich in steilem Winkel zur Wand der Leibeshöhle und ist imstande, sich zu gabeln, allerdings nicht zu verästeln. Ein Keimwulst müsste in seiner Längsrichtung der Leibeshöhlenwand ansitzen, während die bindegewebige Axe des Sepia-Ovariums nur mit einer verhältnissmässig kleinen Basis festsitzt. Dagegen scheinen Siebold und Stannius (12) die Form des Ovariums richtig erkannt zu haben.

### *Loligo* und *Illex*.

Bei beiden Formen können wir von einem Keimwulst oder einer Keimleiste sprechen, denn hier steht das Ovarium, das, entsprechend der spindelförmigen Gestalt des Tieres, lang gestreckt ist, in seiner ganzen Länge mit der Leibeshöhlenwand in Verbindung. Auch hier finden wir Eier der verschiedensten Altersstadien in dem Stroma des Organs und zwar so, dass die ältesten Eier am meisten nach der Peripherie zu rücken und das Ueberzugsepithel, das ich, wenigstens bei *Loligo vulgaris* auch noch bei alten Ovarien bewimpert fand, vorbuchten. (Taf. XI. Fig. 6.) Das Epithel ist bei *Loligo* höher cylindrisch als bei *Sepia*, bei *Illex coindettii* jedoch stark abgeplattet. Die Eier von *Loligo* sind niemals gestielt Sie buchten das ziemlich widerstandsfähige Ueberzugsepithel nur wenig aus und bei weiterem Wachstum sprengen sie es, ohne dass sich die Follikel gesondert hätten, wie bei *Sepia*. *Loligo marmorae* verhält sich genau wie *Loligo vulgaris*.

Da, wie schon erwähnt, das Ueberzugsepithel bei *Illex* sehr flach und zart ist, findet man es nur bei jungen Ovarien, in denen die kleinen Eier noch keinen grossen Druck ausüben, vollständig erhalten, während es bei den älteren Ovarien nur an den beiden Enden der Längsaxe, wo sich noch junge Eier bilden, erhalten bleibt und in der Mitte infolge des Druckes der grossen Eier zersprengt wird, soviel ich bei der Präparation und auf Schnitten erkennen konnte. Die Eier haben sich jedoch schon vor dem Zerplatzen des Ovarialüberzuges mit einem Follikel und einer Theca

folliculi aus dem baumförmig verzweigten Bindegewebe umgeben, so dass man bei einem derartigen Ovarium mit Recht von einer Traubenform sprechen könnte. Die Eier dieser Formen sind also nur von zwei Hüllen umgeben, dem Follikelepithel und der bindegewebigen Theca folliculi, während bei den *Sepia*-Arten noch eine dritte, durch Ausbuchtung des Ueberzugsepithels entstandene, hinzukommt.

Die Eier von *Illex* zeichnen sich durch sehr geringe Grösse aus, wodurch sich dann auch ihre bedeutende Zahl erklärt.

Die Genitalarterie durchzieht das Ovarium von einem Ende bis zum anderen und nicht nur, wie Brook (2) angiebt, auf eine kurze Strecke. Dies wäre ja auch unwahrscheinlich, da hierdurch eine Ernährung der entfernter gelegenen Follikel erschwert würde.

## Die Ovarien der Octopoden.

Das Octopodenovarium unterscheidet sich schon dadurch wesentlich von dem Decapodenovarium, dass die sekundäre Leibeshöhle bei diesen Formen derartig zurückgebildet ist, dass sie nur noch eine Kapsel für das Ovarium bildet. Ferner besitzen die Octopoden paarige Eileiter, während die Decapoden nur einen aufweisen. Die Ovarialkapsel hat bei allen Octopoden eine annähernd kugelförmige Gestalt.

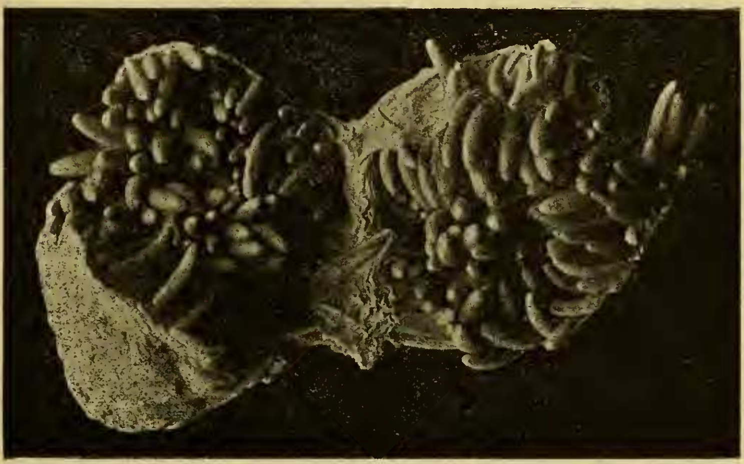
### *Eledone moschata* und *Eledone aldrovandi.*

Bei ganz jungen Tieren fand ich das Ovarium stets baumförmig gestaltet. Von der Stelle der Ovarialkapsel, die gegenüber der Mündung der beiden Oviducte liegt, erheben sich eine Anzahl (bis zu zwanzig) Hauptstämme. (Taf. XI. Fig. 5). Bei der Verästelung bleiben die Aeste ebenso dick als der Hauptstamm.

Das Epithel der sekundären Leibeshöhle oder der Ovarialkapsel, das ich bei den Octopoden stets ziemlich hoch cylindrisch aber niemals wimpernd fand, (Taf. XI. Fig. 4) setzt sich auf das Ovarium fort. Es überzieht sowohl die Hauptstämme als auch die Aeste und ist bis zu den Eifollikeln deutlich zu verfolgen. Wo es die Follikel überzieht wird es infolge des Druckes der Eier stark abgeplattet, es ist jedoch in allen Fällen nachweisbar. (Taf. XI. Fig. 8.) Wir haben also hier dasselbe Verhältniss wie bei den Ovarien der *Sepia*-Arten, d. h. die gestielten Eier sind von drei Hüllen umgeben.

Betrachten wir nun alte Ovarien derselben Species, so fällt uns sofort ein grosser Unterschied zwischen diesen und den jungen Ovarien auf. Während die jungen Ovarien richtige Eierbäumchen

besitzen, finden wir bei den älteren keine Spur mehr davon. Die Eier sitzen einzeln gestielt der Wand der Ovarialkapsel auf und zwar nehmen sie ungefähr zwei Drittel der Gesammtfläche, gegenüber der Mündung der Oviducte ein. Untenstehende Textfigur



Altes Ovarium von *Eledone.*

zeigt ein aufgeschnittenes altes Ovarium von *Eledone moschata* mit den der Kapselwand einzeln aufsitzenden Eiern in natürlicher Grösse.

An Schnitten oder bei makroskopischer Präparation findet man nun die Wand der Ovarialkapsel stark gefaltet und diese Falten sind ihrerseits wieder gefältelt. (Taf. XI. Fig. 4.) Auf dem Gipfel der Hauptfalten erheben sich die Eistiele. Die Falten strahlen alle gegen die Uterusöffnung hin zusammen und setzten sich auch in diesen fort.

Auch bei den alten Ovarien setzt sich das Kapselepithel auf die Eistiele und auf die Follikel fort. Die bindegewebige Kapsel, welche die Ovarialwand von aussen bekleidet, ist sehr reich an Blutgefässen, welche Zweige durch die Eistiele in die einzelnen Follikel entsenden.

Der Unterschied zwischen jungem und altem Ovarium bei *Eledone* war wohl die Veranlassung dazu, dass die früheren Beobachter in der Beschreibung des Organs wesentlich von einander abweichen. Owen's (10) Beschreibung passt genau auf ein junges Ovarium und Brock (2) schildert die Verhältnisse, wie ich sie beim alten Ovarium beobachtet habe.

Wie kommt nun dieser grosse morphologische Unterschied zu stande? — Betrachten wir die Eier eines und desselben Ovariums

bezüglich ihrer Grösse zu einander, so fällt es gleich auf, dass alle Eier annähernd auf demselben Entwicklungsstadium stehen, während man, wie wir sahen, in dem Decapodenovarium Eier der verschiedensten Entwicklungsstadium findet.

Man muss also annehmen, dass bei den Octopoden die Bildung und Entwicklung der Eier periodisch vor sich geht. (Brock.) Bei Beginn der Eibildungsperiode bilden sich die Eier an den Eierbäumchen, welche nichts anderes sind als hohe Falten der Ovarialkapsel. Je grösser nun die Eier werden, desto mehr dehnt sich die Ovarialkapsel aus und die Falten werden allmählich auf mechanischem Wege abgeflacht, so dass wir schliesslich nur noch die verhältnissmässig schwach gefaltete Wand der Ovarialkapsel vor uns haben, der die Eier einzeln aufsitzen. Dies scheint mir um so wahrscheinlicher zu sein, als ich öfters mittelgrosse Ovarien fand, bei denen die Basis der eiertragenden Stämme bedeutend erweitert, ihre Höhe jedoch im Verhältniss zur Höhe der Eierbäumchen jüngerer Ovarien beträchtlich geringer war.

### *Octopus de-filippii.*

Unter dem grossen Octopodenmaterial, das mir bei meinem Aufenthalt an der zoologischen Station zu Neapel in zuvorkommendster Weise zur Verfügung gestellt wurde, fand sich nur ein einziges Weibchen aus der Gattung *Octopus* und zwar von *Octopus de-filippii.* Da es ein ganz junges Weibchen dieser an sich schon kleinen Form war, wagte ich es nicht, dies kostbare Stück makroskopisch zu untersuchen, sondern ich zerlegte das ganze Ovarium in Schnittserien.

Die Verhältnisse der Ovarialkapsel, des Kapselepithels, der Eier sowie das Verhalten des Kapselepithels zu den Verzweigungen sind dieselben wie bei den *Eledone*-Arten.

Ob sich bei dieser Form derselbe Unterschied zwischen jungen und alten Ovarien findet, wie bei *Eledone,* konnte ich aus dem angegebenen Grunde nicht feststellen. Deshalb war es auch schwer zu sehen, ob Owen (10) Recht hat, wenn er das Ovarium von *Octopus* als ein einziges Eierbäumchen beschreibt, oder ob deren mehrere vorhanden sind. Brock (2, pag. 99) spricht bei Octopus von einem einzigen, reich verzweigten Eierbäumchen, bei den niedriger stehenden Octopoden, d. h. bei den Philonexiden jedoch von mehreren (bis zu 50) Stämmchen, die von einem Punkte ausgehen. Soviel ich an meiner Schnittserie erkennen konnte, besteht das Ovarium nur aus einem reich verzweigten Hauptstamm.

Die Entstehung der Eier aus dem Ueberzugsepithel des Ovariums sowie die Bildung des Follikels und seiner Falten habe ich bereits früher (1, pag. 292—299) eingehend besprochen und möchte ich

hier nur noch einmal die Art des Auftretens der Falten und die Beziehungen des Follikelepithels und des Ooplasmas zu einander, nach Beginn der Ausscheidung des Chorions, genauer betrachten.

Bei den einzelnen Species finden sich Unterschiede sowohl in der Zahl als in der Ausbildungsweise der Follikelfalten. Bei den Decapoden, welche runde Eier besitzen, bilden sich die Follikelfalten zon allen Seiten des Eis. (Taf. XI. Fig. 7). *Sepia orbignyana* hat mehr Follikelfalten als die anderen Formen. Bei den Octopoden hingegen bilden sich die Follikelfalten nur in der Längsrichtung der ovalen Eier, (Taf. XI Fig. 8) wodurch diese ein längsgestrciftes Aussehen erhalten, (Textfigur[1])) während die Oberfläche der Decapodeneier infolge der Faltenbildung ein netzförmiges Aussehen zeigt.

Die Ausscheidung des Chorions, (das sich, wie ich noch nachtragen möchte, besonders gut durch Färbung der Schnitte mit Haematoxylin, Eosin und Bismarckbraun nachweisen lässt, indem sich bei dieser Färbung das Follikelepithel violett, der Dotter rot und das Chorion braun färbt), habe ich bereits früher (1) geschildert. Trotz des Beginns der Chorionausscheidung nimmt die Ernährung des Eis durch die Follikelzellen ihren Fortgang und zwar senden nun die Follikelzellen Fortsätze durch die Porenkanäle des Chorions. (Taf. XI. Fig. 3) andrerseits schickt auch das Eiplasma diesen Follikelfortsätzen Plasmafortsätze entgegen. (Taf. XI. Fig. 2.) Man sieht dies in den Präparaten teilweise noch deutlicher als es die Abbildungen wiedergeben.

Schweikart (11 pag. 214—221) der die späteren Entwicklungsstadien der Cephalodeneier genau untersucht hat, fand am animalen Eipol, nach dem das Keimbläschen, wohl auf mechanischem Wege, gedrängt wird, oberhalb dieses einen breiten Fortsatz des Ooplasmas, der nach der Peripherie zieht. Er liegt an der Stelle des Eis, an der sich die Mikropyle anlegt und an der infolgedessen die Bildung des Chorions unterblieben ist. Es liegt mir fern, die Richtigkeit der Schweikart'schen Beobachtungen in Frage stellen zu wollen, besonders da seine Untersuchungen nicht nur an meinen Präparaten, sondern an einem weit reichhaltigeren Material vorgenommen worden sind, ich muss jedoch sagen, dass ich diesen breiten Fortsatz des Ooplasmas nie gesehen habe, sondern stets, sowohl an dem animalen Pol der Oocyte bei dem Keimbläschen (Taf. XI. Fig. 2), als auch an anderen, beliebigen Stellen der Peripherie des Eis, eine grössere Anzahl von kleinen Fortsätzen des Ooplasmas, die den Porenkanälen des schon ziemlich gut entwickelten Chorions entsprachen. Diese kleinen Ooplasmafortsätze haben sicher nichts mit der Bildung der Mikropyle zu thun. Sie

[1]) Leider giebt die Abbildung die Längsfalten nur in recht unvollkommener Weise wieder.

haben eine rein physiologische Bedeutung, indem das Ei sie dem ernährenden Follikelepithel entgegensendet. Dass sie häufig am animalen Eipol, in der Nähe des Keimbläschens vorkommen, ist nicht zu verwundern, da das Keimbläschen bei der Ernährung des Eis zweifellos eine grosse Rolle spielt.

Später werden sowohl die Fortsätze der Follikelzellen als die des Ooplasmas zurückgezogen, die Porenkanäle schwinden und das Chorion zeigt eine homogene Beschaffenheit, ohne jede Spur von Streifung.

Vialleton (15) und Ray Lankester (9) haben die Fortsätze der Follikelzellen bereits gesehen. Letzterer hält aber die Fortsätze tragenden Follikelzellen für „*goblet-cells*" und bildet sie auch dementsprechend ab.

Zum Schluss möchte ich noch eines eigentümlichen Befundes gedenken. Ich fand nämlich in einem Ei von *Loligo vulgaris* zwei Keimbläschen. (Taf. XI. Fig. 1). Bei manchen Tiergruppen, so z. B. bei Säugetieren, sind zwei Keimbläschen in einem Ei schon öfters beobachtet worden. Meines Wissens ist jedoch das Vorkommen einer solchen Abnormität bei den Cephalopoden bisher noch nicht bekannt geworden.

---

## Litteraturverzeichniss.

1. Bergmann, W. Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXIII. 2. 1902.
2. Brock, J. Die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII 1879.
3. Derselbe. Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Idem Bd. XXXVI.
4. Chiaje, St. delle, Memorie su la storie e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Vol. XV. Napoli 1829. (2. Ausgabe.)
5. Cuvier, G. Leçons d'anatomie comparée. Tom. V. Paris 1805.
6. Derselbe. Mémoires pour servir a l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817.

7. Faussek, V. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitth. zool. Station Neapel. Bd. XIV. 1900.

8. Kölliker, A. v. Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. 1844.

9. Lankester, E. Ray. Contributions to the developmental History of the Mollusca. Philosophical transactions of the royal Society of London. 1879.

10. Owen, R. Description of some new and rare Cephalopoda. Proceed. zool. soc. Vol. II. 1841 und Artikel „*Cephalopoda*“ in Todds Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol I. London 1836.

11. Schweikart, A. Ueber die Bildung der Micropyle und des Chorions bei den Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. XXVI. No. 692.

12. Siebold und Stannius. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. I. Berlin 1848.

13. Ussow, M. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden, Archives de Biologie. Tome II. 1881.

14. Derselbe. Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Troschel's Archiv f. Naturgeschichte. 40. Jahrg. 1874.

15. Vialleton, L. Recherches sur les premières phases du développement de la seiche (Sepia officinalis). Annales des scienc. natur. zool. VII. sér. Tome VI. 1888.

---

## Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren (ausser Fig. 5 Photographie) sind unter Benutzung des Zeichenprismas hergestellt.

### Erklärung der Buchstaben.

Ch. Chorion.
do. Dotter.
ei. Ei (Oocyte).
fe. Follikelepithel.
Kb. Keimbläschen.
Ke. Kapselepithel.
Kfl. Keimfleck.
op. Ooplasma.
üe. Ueberzugsepithel.

## Tafel XI.

Fig. 1. Ei von Loligo vulgaris mit zwei Keimbläschen. Vergr. 60.

Fig. 2. Teil eines Eis von Loligo vulgaris, die Fortsätze des Ooplasmas zeigend. Vergr. 680.

Fig. 3. Teil eines Eis von Loligo vulgaris, die Fortsätze des Follikelepithels zeigend. Vergr. 800.

Fig. 4. Gefaltetes Kapselepithel eines älteren Ovariums von Eledone moschata. Vergr. 100.

Fig. 5. Junges Ovarium von Eledone moschata, die Eierbäumchen zeigend. (Die Kapsel ist aufgeschnitten und zurückgeschlagen). Natürliche Grösse.

Fig. 6. Bewimpertes Ueberzugsepithel von Loligo vulgaris. Vergr. 500.

Fig. 7. Schnitt durch das Eierstocksstroma von Loligo vulgaris mit Eiern verschiedener Altersstadien. Die älteren zeigen das Eindringen der Follikelfalten von allen Seiten. Vergr. 80.

Fig. 8. Eier von Eledone moschata mit hauptsächlich in der Längsrichtung des Eis verlaufenden Falten. Vergr. 80.